

## Biodiversité et perturbations anthropiques : le cas de la forêt du Haut Abanga au Gabon

Nestor Laurier Engone Obiang<sup>1</sup>, Alfred Ngomanda<sup>1</sup>, Raymonde Mboma<sup>1</sup>, Thomas Nzabi<sup>2</sup>, Alfred Ngoye<sup>1</sup>, Lydia Atsima<sup>1</sup>, Nicolas Picard<sup>1,3</sup>

1. IRET, BP 13354, Libreville, Gabon

2. IPHAMETRA, BP 1156, Libreville, Gabon

3. CIRAD, BP 4035, Libreville, Gabon

**Résumé.** Les forêts tropicales humides en général, et celles du Gabon en particulier, ont une richesse spécifique d'arbres exceptionnelle. Comprendre comment cette diversité s'organise dans l'espace et dans le temps, c'est-à-dire comprendre pourquoi telle espèce d'arbre va être trouvée à tel endroit à tel moment, demeure un challenge pour la science. On a longtemps considéré que la composition d'une forêt était le fruit d'un processus de succession immuable, conduisant d'une forêt secondaire après perturbation à une forêt climacique ou mature, la forêt mature étant le point de convergence obligatoire de la succession végétale. Et une forêt ayant atteint le stade climacique restait dans cet état tant qu'elle n'était pas à nouveau perturbée. Les résultats des études que nous avons menées dans la forêt dense humide du Gabon font ressortir une autre vision : une forêt est un milieu beaucoup plus dynamique, en perpétuels changements ; il n'existe pas de forêt mature, il n'y a que des forêts évoluant d'un état vers un autre au gré des perturbations subies ou évitées. Cette perspective change la donne pour la conservation : vouloir mettre sous cloche une forêt pour la conserver en l'état n'a guère de sens si cette forêt est de toute façon en train d'évoluer naturellement vers un état différent.

**Mots-clés :** conservation, espèce héliophile, forêt tropicale humide, Gabon, okoumé.

### Introduction

La forêt dense tropicale humide du Gabon abrite des écosystèmes d'une richesse exceptionnelle (PFBC 2006). Une question pour la conservation de ces forêts est (van Gemerden *et al.* 2003, Lejju 2009) : les forêts considérées comme matures sont-elles des systèmes à l'équilibre ou des états transitoires dans une dynamique naturelle ? Sur le long terme, la réponse est négative puisque l'évolution de la forêt répond à celle du climat (Schwartz 1997). La dynamique des forêts sur le long terme est le plus souvent abordée via l'étude des pollens. L'apparition et l'abondance des espèces héliophiles dans les spectres polliniques fossiles sont généralement utilisées comme une indication des perturbations passée du couvert forestier. Les diagrammes polliniques actuellement disponibles en Afrique Centrale montrent ainsi qu'au cours des cinq derniers millénaires la forêt dense humide de la région guinéo-congolaise a subi deux phases majeures de régression (entre ~2500-2000 ans et ~1000-500 ans avant l'actuel), caractérisées par l'expansion des formations secondaires au détriment des forêts matures (Vincens *et al.* 1999, Ngomanda *et al.* 2005, 2007). Toutefois, la cause de ces deux phases de régression de la forêt fait encore l'objet de vif débat, car il est encore très difficile de distinguer dans les données polliniques fossiles les perturbations de la couverture végétale d'origine anthropique de celle qui découle d'un changement climatique. En effet, dans les deux cas, la composition et la dynamique des communautés végétales des forêts secondaires paraissent identiques.

À court ou moyen terme, la réponse est loin d'être évidente. On observe en particulier dans de nombreuses forêts tropicales non perturbées un déclin de certaines espèces (Forni 1997, Thomas 2005, Kalema & Kasenene 2007). Ces espèces ont typiquement une distribution diamétrique en forme de cloche, avec une accumulation de gros individus et une relative rareté de jeunes individus. Cette forme est habituellement interprétée comme la

conséquence d'un déficit de régénération (Condit *et al.* 1998). Au Gabon, comme du reste dans l'ensemble du bassin du Congo, les espèces concernées par ce phénomène sont essentiellement des espèces héliophiles à croissance rapide qui sont également, pour la plupart d'entre elles, des espèces commerciales exploitées.

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ce déclin, parmi lesquelles l'impact des perturbations naturelles ou la densité-dépendance de la mortalité (Clark & Clark 1984, HilleRisLambers *et al.* 2002). Une autre hypothèse stipule que la présence actuelle dans l'étage dominant des forêts tropicales matures d'espèces héliophiles incapables de se régénérer est liée à des perturbations anthropiques anciennes (cultures sur brûlis essentiellement) (van Gemerden *et al.* 2003). Cette hypothèse est importante dans le sens où elle conditionne les aménagements forestiers : si ces espèces commerciales sont de toute façon amenées à disparaître en conditions naturelles, l'objectif d'une exploitation durable de ces espèces doit être revu, et des mesures assurant leur régénération éventuellement prises.

## Matériel et méthodes

### Site d'étude

Le site d'étude est la forêt du Haut Abanga au Gabon. Cette concession forestière sous aménagement durable (CFAD), d'une superficie de 288 627 ha, est située au nord-ouest du Gabon, en bordure de la chaîne des Monts de Cristal, entre les longitudes 10°30' et 11°30' ouest et les latitudes 0°15' et 0°50' nord (Tancre 2001, Bayol 2002). Elle est traversée du nord au sud par la rivière Abanga (figure 1).

La CFAD est caractérisée par des altitudes variant entre 250 et 1022 mètres et comporte deux zones morphologiquement différentes. Le nord, l'est et le centre-sud (entre les rivières Nkan et Abanga) se caractérisent par un système collinaire avec un modelé relativement peu vigoureux. Les altitudes oscillent entre 400 et 500 m, avec un réseau hydrographique dense. L'ouest de la CFAD est marqué par un relief collinaire plus vigoureux avec des versants à fortes pentes et des cours d'eau encaissés le long des failles. Le sud de la CFAD est caractérisé par deux massifs montagneux (Mekié et Mikongo) qui bordent la chaîne des Monts de Cristal. Leur altitude oscille entre 700 et 1000 m.

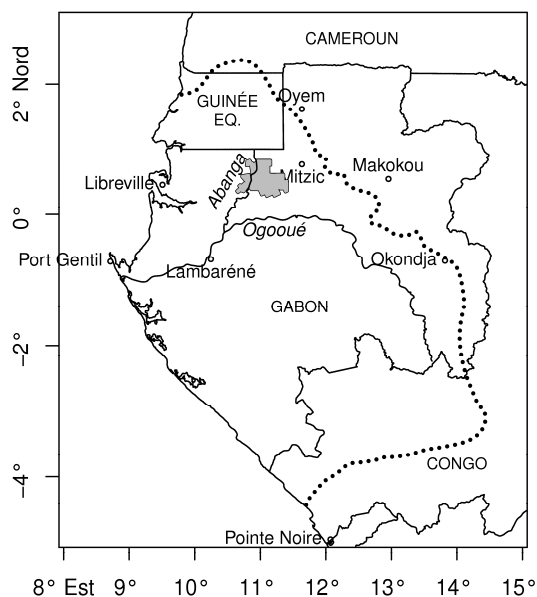


Figure 1. Carte du Gabon, avec les limites de la CFAD du Haut Abanga (zone grisée), la rivière Abanga, et les limites de l'aire de répartition de l'okoumé (courbe en pointillés).

Le climat est un climat équatorial de transition de la zone centrale du Gabon. La pluviométrie annuelle varie entre 1800 et 2000 mm. La température annuelle moyenne oscille entre 24 et 26°C et diminue vers le nord en altitude. La concession est située sur un socle archéen avec des roches à dominante métamorphique ou granitique. Les sols sont essentiellement de type ferralitique dont l'altération et le lessivage sont favorisés par la chaleur et la forte pluviosité. Leur texture est généralement argilo sableuse à argileuse et l'argile prépondérante est la kaolinite.

Plus de 99% de la superficie de la CFAD est couverte de forêt de type dense humide sempervirent de basse et moyenne altitude. Les familles dominantes sont les Burseraceae

(18 % de la surface terrière), les Myristicaceae (15 %), les Cesalpiniaceae (15%) et les Euphorbiaceae (9%).

## Espèce focale

L'okoumé (*Aucoumea klaineana* Pierre, Burseraceae) est utilisé ici pour tester si la distribution diamétrique observée est compatible avec une distribution stationnaire. L'okoumé est la principale espèce exploitée au Gabon, où elle représente à elle seule près des deux tiers de la production en bois (Christy *et al.* 2003). L'okoumé est une espèce héliophile qui a besoin d'une exposition complète à la lumière pour croître (Brunck *et al.* 1990, Mapaga *et al.* 2002). C'est aussi une espèce pionnière qui colonise les espaces ouverts. L'aire de distribution de l'okoumé est limitée à l'ouest et au centre du Gabon et à certaines zones de la Guinée Équatoriale, du Cameroun et du Congo (figure 1).

Un inventaire d'aménagement réalisé dans le cadre de l'aménagement de la CFAD du Haut Abanga (Bayol 2002) a permis d'estimer les effectifs d'okoumé par hectare et par classe de diamètre, dans les unités forestières de gestion (UFG). La CFAD du Haut Abanga est divisée en neuf UFG (figure 2). La distribution diamétrique a été caractérisée à l'aide de 16 classes de diamètre : de 10 à 20 cm (classe 1), de 20 à 30 cm (classe 2), ..., de 150 à 160 cm (classe 15), et  $\geq 160$  cm (classe 16) de diamètre à hauteur de poitrine (dhp).

Par ailleurs, nous avons utilisé le modèle suivant pour prédire la croissance de l'okoumé :

$$g(D, a) = \alpha + \beta(a) D - \gamma(a) D^2 \quad (1)$$

où  $g$  est la vitesse de croissance en diamètre (en  $\text{cm an}^{-1}$ ),  $D$  le dhp (en cm),  $a$  l'âge (en an), et  $\alpha = 0,3881 \text{ cm an}^{-1}$ ,  $\beta(a) = 0,3212 \exp(-0,0903 a)$ , et  $\gamma(a) = 0,0148 \exp(-0,1610 a)$ .

Quand l'âge des arbres n'est pas connu, une relation moyenne entre l'âge et le diamètre est utilisée ; cette relation moyenne est obtenue en résolvant l'équation différentielle ordinaire :

$(dD/da) = g(D, a)$  avec le diamètre initial  $D(0) = 1,5$  cm. Ce modèle a été ajusté sur les données du dispositif d'Oyan, en s'inspirant des travaux de Nasi (1997). Il a été nécessaire d'ajuster ce modèle car le seul modèle de croissance publié pour l'okoumé (Mapaga *et al.* 2002) n'est pas utilisable en pratique.

## Analyses statistiques

Pour tester si la distribution diamétrique observée est compatible avec une population à l'équilibre, nous avons confronté la croissance qui se déduit de la distribution diamétrique sous l'hypothèse de stationnarité, avec la croissance prédite par le modèle (1). Plus précisément, la dynamique de la distribution diamétrique peut être modélisée par un modèle de dynamique de population structurée en taille. Nous avons utilisé un modèle à base d'équation aux dérivées partielles, de type équation de Liouville avec puits :

$$\frac{\partial f}{\partial t}(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} \{g(x)f(x, t)\} - m(x)f(x, t)$$

où  $f(., t)$  est la distribution diamétrique au temps  $t$ ,  $g$  est la vitesse de croissance en diamètre, et  $m$  est le taux de mortalité. La condition aux limites est :  $g(x_0)f(x_0, t) = r(t)$ , où  $r$  est le taux de recrutement et  $x_0$  le diamètre minimum d'inventaire. Si la distribution diamétrique  $f$  est stationnaire (ie  $\partial f/\partial t = 0$ ), alors la vitesse de croissance en diamètre  $g$  peut être déduite de  $f$  et  $m$  :

$$g(x) = \frac{1}{f(x)} \int_x^\infty m(u)f(u) du$$

Pour se focaliser sur la relation entre la forme de la distribution diamétrique et la forme de la vitesse de croissance, on forme le rapport :

$$g_{\text{normalisé}}(x) = \frac{g(x)}{\min_u g(u)} \quad (2)$$

En particulier, si la mortalité est constante,  $m(x)$  est éliminé de ce rapport. Dans le cas particulier d'une population vérifiant la loi de Liocourt (c'est-à-dire une population à l'équilibre avec une distribution diamétrique exponentielle),  $g_{\text{normalisé}}(x) = 1$ .

Pour diagnostiquer si une population d'okoumés est à l'équilibre à partir de sa distribution diamétrique, on calcule  $g_{\text{normalisé}}$  à partir de sa distribution diamétrique  $f$  en utilisant (2), et on compare cette croissance normalisée à celle qui résulte du modèle de croissance (1). Si les deux croissances normalisées ne sont pas significativement différentes, on peut considérer que la distribution diamétrique observée correspond à une population à l'équilibre. Sinon, on peut conclure que les hypothèses qui ont conduit à l'expression (2) ne sont pas valides, ce qui implique soit que la population n'est pas à l'équilibre, soit que le taux de mortalité  $m$  varie avec le diamètre.

## Résultats

La distribution diamétrique de l'okoumé dans chacune des 9 UFG qui composent la CFAD du Haut Abanga présente une forme en cloche de plus en plus marquée, depuis le sud-est vers le nord-ouest (figure 2). Aucune distribution n'a la forme exponentielle typique des populations à l'équilibre. L'UFG dont la distribution diamétrique se rapproche le plus d'une structure diamétrique à l'équilibre est l'UFG n°1-1.

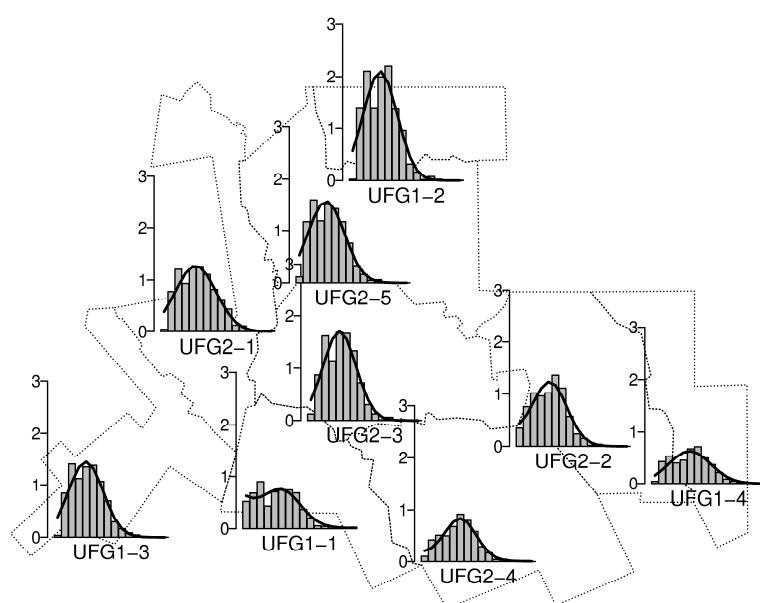


Figure 2. Distributions diamétriques observées de l'okoumé (histogramme et courbe) dans chacune des neuf UFG qui composent la CFAD du Haut Abanga. Les traits pointillés sont les limites des UFG. L'axe des y donne les effectifs par hectare. Les 16 barres des histogrammes correspondent aux 16 classes de diamètre.

Quant on compare la vitesse de croissance normalisée qui se déduit des distributions diamétriques observées à celle qui se déduit du modèle de croissance (1), on observe un

écart significatif entre les deux dans huit des neuf UFG (figure 3). La seule UFG où les deux vitesses de croissance normalisées sont compatibles est l'UFG n°1-1. Dans les autres cas, la vitesse de croissance normalisée qui se déduit de la distribution diamétrique est beaucoup trop élevée pour les petits diamètres. Cette sur-estimation de la vitesse de croissance pour les petits arbres correspond à la partie ascendante de la cloche de la distribution diamétrique. Compte-tenu de l'importance des écarts, il est peu probable que l'on puisse les expliquer par des variations du taux de mortalité. Le taux de mortalité, même s'il varie avec le diamètre, présente des variations relativement faibles. De façon beaucoup plus probable, la forme en cloche de la distribution diamétrique dans huit des neuf UFG traduit une population en déséquilibre démographique, avec un excès d'individus vieillissant et peu de juvéniles.

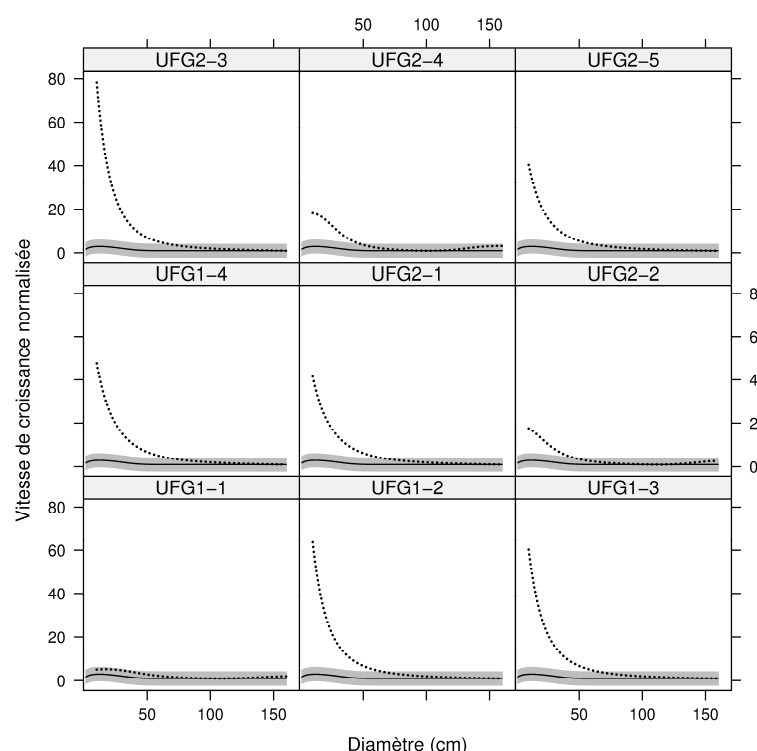


Figure 3. Vitesse de croissance normalisée de l'okoumé dans les neuf UFG qui constituent la CFAD du Haut Abanga : le trait plein est la vitesse prédite par le modèle de croissance (1), avec son intervalle de confiance à 95 % représenté en grisé ; le trait pointillé est la vitesse qui découle de la distribution diamétrique observée.

## Discussion

Les distributions diamétriques de l'okoumé dans le Haut Abanga révèlent une population en déséquilibre, avec un déficit de juvéniles et une accumulation d'individus de grande taille. Cette conclusion suppose toutefois que le taux de mortalité est approximativement indépendant de la taille des arbres.

Ce déséquilibre est essentiellement lié au déficit d'individus dans la première classe de diamètre (10–20 cm). La forte croissance des effectifs qui en résulte se traduit par une forte décroissance de la vitesse de croissance en diamètre, qui ne s'observe pas en pratique. La seule UFG (UFG1-1) où il n'y a pas de déficit trop marqué dans la première classe de diamètre a une distribution diamétrique compatible avec une distribution stationnaire. La conclusion suppose donc que les individus de la première classe ont été correctement inventoriés.

À ces restrictions près, cette étude confirme que les populations d'okoumé du Haut Abanga sont des populations vieillissantes, naturellement en déclin, sans renouvellement suffisant par de jeunes individus. Ce vieillissement signe des perturbations passées. On peut le relier au déplacement des villages hors de cette région (et donc à la disparition des perturbations liées à la culture sur brûlis). La rivière Abanga, qui était autrefois un important couloir de transit entre le nord et le centre du Gabon, a en effet perdu ce rôle avec le développement des routes modernes. Les cartes de répartition spatiale de la population humaine montrent que jusque dans les années 1940, la zone était peuplée, particulièrement le long de la rivière Abanga, où les effectifs d'okoumé sont les plus élevés (figure 2). À partir des années 1970, la population humaine s'est regroupée dans les villes et le long des axes routiers, réduisant l'impact des perturbations d'origine anthropique (Peyrot 2008).

La structure en cloche de l'okoumé dans le Haut Abanga n'est pas une exception. D'autres espèces telles que l'iroko (*Milicia excelsa*), l'onzabili (*Antrocaryon klaineanum*) ou le padouk (*Pterocarpus soyauxii*), entre autres, ont également des distributions en cloche, avec de surcroît dans le cas de l'iroko une forte hétérogénéité spatiale de la densité. À l'inverse, des espèces telles que l'azobé (*Lophira alata*) ont une distribution diamétrique exponentielle dans le Haut Abanga, traduisant un équilibre démographique. L'okoumé, l'iroko et l'azobé sont des espèces héliophiles (Doucet 2003), tandis que l'onzabili et le padouk sont des

espèces semi-héliophiles (Doucet 2003). Il n'y a donc pas un signal univoque associant les espèces héliophiles à des distributions en cloche et les espèces plus tolérantes à l'ombre à des distributions exponentielles.

Ailleurs en Afrique centrale, on retrouve fréquemment des distributions diamétriques localement en forme de cloche (Forni 1997, Doucet 2003), le plus souvent associée à des espèces héliophiles. Cela est le plus souvent interprété comme un problème de régénération pour ces essences dont les semis ont besoin de lumière pour survivre et croître. En l'absence d'ouvertures suffisantes de la canopée, les populations de ces essences vieillissent sans pouvoir se régénérer.

Les structures diamétriques des essences, tantôt à l'équilibre, tantôt en déséquilibre démographique, confirment que la forêt est en perpétuelle dynamique (van Gernerden *et al.* 2003). À l'échelle de quelques centaines d'années, les perturbations (notamment d'origine anthropique) jouent sur la composition spécifique de la forêt. À ces dynamiques locales se superpose une dynamique régionale, faite de fronts de recolonisation liés aux changements climatiques. Cette vision d'une forêt en perpétuels changements change la donne pour la conservation. Mettre sous protection des zones où des populations d'arbres sont naturellement en déclin n'assurera pas le renouvellement de ces populations. L'exploitation forestière d'essences héliophiles avec une distribution diamétrique en cloche ne fera, dans le pire des cas, qu'accélérer leur déclin. Dans le meilleur des cas, les perturbations occasionnées par l'exploitation forestière recréeront peut-être les conditions d'accès à la lumière nécessaires à leur régénération. La solution pourrait être même dans ce cas, assez paradoxalement, d'intensifier l'exploitation.

Comme perspectives, nous prévoyons d'étendre cette étude qui a été faite sur l'okoumé à d'autres essences, à commencer par l'azobé et l'iroko. Nous prévoyons également de compléter cette étude synchronique par une étude diachronique, basé sur un suivi temporel de la dynamique de ces essences dans des parcelles permanentes. L'étude diachronique permettra, à l'aide d'un modèle de dynamique de population structurée en taille, de tester si les populations sont en déclin ou en expansion, confirmant ainsi ou non les conclusions de cette étude.

## **Remerciements**

Cette étude a été réalisée dans le cadre du projet AIRES-Sud n° 7148 « Dynamique des espèces héliophiles dans les forêts du Gabon ». Nous remercions la société forestière Rougier-Gabon pour nous avoir fourni les données d'inventaire d'aménagement de la CFAD du Haut Abanga, et pour leur collaboration dans le projet AIRES-Sud n° 7148.

## **Références**

- Bayol N. (2002) Étude de cas d'aménagement forestier exemplaire en Afrique centrale : la concession forestière sous aménagement durable (CFAD) du Haut-Abanga Gabon. FAO, Rome, 36 p.
- Brunck F., Grison F., Maître H. F. (1990) L'okoumé, *Aucoumea klaineana* Pierre. Monographie. CIRAD-CTFT, Nogent-sur-Marne, France, 102 p.
- Christy P., Jaffré R., Ntougou O., Wilks C. (2003) La forêt et la filière bois au Gabon. Ministère des Affaires Étrangères de la France et Ministère des Eaux et Forêts du Gabon, Libreville, Gabon, 389 p.
- Clark D. A., Clark, D. B. (1984) Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* **124**(6):769-788.
- Condit R., Sukumar R., Hubbell S. P., Foster R. B. (1998) Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist* **152**(4): 495-509.
- Doucet J. L. (2003) L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon. Thèse de doctorat, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgique, 390 p.

- Forni E. (1997) Types de forêts dans l'est du Cameroun et étude de la structure diamétrique de quelques essences. Mémoire de DEA, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgique, 75 p.
- HilleRisLambers J., Clark J. S., Beckage B. (2002) Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* **417**(6890):732-735.
- Kalema J., Kasenene J. M. (2007) A comparative study of regeneration under live and dead canopy trees in a tropical rain forest ecosystem of Kibale National Park, Uganda. *African Journal of Ecology* **45**(3):11-17.
- Lejju J. B. (2009) Vegetation dynamics in western Uganda during the last 1000 years: climate change or human induced environmental degradation? *African Journal of Ecology* **47**(S.1)21-29.
- Mapaga D., Ingueza D., Louppe D., Koumba-Zaou P. (2002) Okoumé. Série Forafri n° 27. CIRAD-Forêt, Montpellier, France, 4 p.
- Nasi R. (1997) Les peuplements d'okoumé au Gabon. Leur dynamique et croissance en zone côtière. *Bois et Forêts des Tropiques* **251**:5-27.
- Ngomanda A., Chepstow-Lusty A., Makaya M., Schevin P., Maley J., Fontugne M., Oslisly R., Rabenkogo N., Jolly D. (2005). Vegetation changes during the past 1300 years in western equatorial Africa : a high- resolution pollen record from Lake Kamalété, Lopé Reserve, Central Gabon. *The Holocene* **15**(7):1021-1031.
- Ngomanda A., Jolly D., Bentaleb I., Chepstow-Lusty A., Makaya M., Maley J., Fontugne M., Oslisly R., Rabenkogo N. (2007). Lowland rainforest response to hydrological changes during the last 1500 years in Gabon, Western Equatorial Africa. *Quaternary Research* **67**(3):411-425.
- Peyrot B. (2008) Incidences écologiques, anthropiques et paléoécologiques sur l'évolution des forêts du Gabon. *Les Cahiers d'Outre-Mer* **61**(241-242):111-144.
- PFBC (2006) Les forêts du bassin du Congo : état des forêts 2006. Partenariat pour les forêts du bassin du Congo (PFBC), Yaoundé, Cameroun, 256 p.
- Schwartz D. (1997) Forêts et savanes d'Afrique centrale : une histoire holocène mouvementée. *La Lettre du Changement global* **6** [on-line].
- Tancre J. (2001) Réflexion sur la mise en place des techniques d'exploitation à faible impact sur la CFAD du Haut Abanga (Gabon). Évaluation du réseau actuel de pistes de débardage et de débusquage; mise en place d'une méthodologie pour un tracé optimisé des pistes préalablement à la mise en exploitation. Mémoire ENGREF, Montpellier, 89 p.
- Thomas D. (2005) Measuring and monitoring tree diversity in the Monts de Cristal. Final report on the Smithsonian Institution-CTFS expedition to Gabon, April-May 2004. Smithsonian Tropical Research Institute, Washington DC, 17 p.
- van Gernerden B. S., Olff H., Parren M. P. E., Bongers F. (2003) The pristine rain forest? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *Journal of Biogeography* **30**(9):1381-1390.